

# TUN und LASSEN im Naturschutz

## Tagungsbericht zur 7. wissenschaftlichen Tagung im Nationalpark Harz

Herausgegeben von der  
Nationalparkverwaltung Harz

Schriftenreihe aus dem Nationalpark Harz

Band 2

**Zitiervorschlag:**

NATIONALPARKVERWALTUNG HARZ (2008) (Hrsg.): Tun und Lassen im Naturschutz. Tagungsbericht zur 7. wissenschaftlichen Tagung im Nationalpark Harz. Schriftenreihe aus dem Nationalpark Harz, Band 2. 119 Seiten.

**Tagungsbericht**

zur 7. wissenschaftlichen Tagung im Nationalpark Harz  
anlässlich des 65. Geburtstages von Dr. Uwe Wegener  
14. - 15. September 2006 in Ilsenburg

Für den Inhalt der jeweiligen Artikel sind ausschließlich  
die jeweiligen Autoren verantwortlich.

**Impressum**

Nationalparkverwaltung Harz  
Lindenallee 35  
38855 Wernigerode  
[www.nationalpark-harz.de](http://www.nationalpark-harz.de)

Gestaltung: Nationalpark Harz, Dr. A. Kirzinger, I. Nörenberg  
Titelfoto: D. Hoffmeister  
Druck: GCC Grafisches Centrum Cuno GmbH & Co. KG, Calbe

1. Auflage 2008

DIETRICH HERTEL &amp; CHRISTOPH LEUSCHNER, Göttingen

# Konkurrenz zwischen Waldbäumen – Interaktionsmechanismen im Kronen- und Wurzelraum unter besonderer Berücksichtigung der Buche

## Zusammenfassung

Die Artenzusammensetzung von mitteleuropäischen Waldgesellschaften wird wesentlich von der Konkurrenz zwischen den für den Standort geeigneten Baumarten bestimmt. In Mitteleuropa ist die große Konkurrenzkraft der Rotbuche entscheidend dafür, dass weite Bereiche der potentiellen natürlichen Vegetation von Buchenwäldern eingenommen werden. Offensichtlich spielen dabei sowohl ober- wie unterirdische Konkurrenzprozesse eine wichtige Rolle. Im Kronenraum entscheidend ist die verglichen mit anderen Baumarten sehr geringe Strahlungstransmission durch die Buchenkronen, die die Etablierung von Jungwuchs anderer Baumarten am Waldboden verhindert. Diese wird ermöglicht durch die Tatsache, dass die Kosten zum Aufbau eines entsprechend dichten Blätterdaches im Falle der Buche deutlich günstiger als bei anderen Baumarten sind. Im Bodenraum erreicht die Buche Konkurrenzüberlegenheit durch mehrere Faktoren: (1) eine hohe Feinwurzel-dichte und -gesamtmasse, (2) die expansive Erschließung des Wurzelraumes und (3) überlegenes Wurzelwachstum in direkter Nachbarschaft zu artfremden Wurzeln, dessen Ursachen noch nicht vollständig verstanden sind.

Koexistenz anderer Laubbaumarten mit der Buche ist vor allem dort möglich, wo ein hoher Steingehalt im Boden zu einer räumlichen Trennung der Wurzelsysteme führt und Konkurrenz im

Bodenraum vermieden wird. Artspezifisch unterschiedliche räumliche Muster der Kronenraumbesetzung können in Mischbeständen zur Vermeidung von mechanischen Interaktionen zwischen den Zweigen konkurrierender Baumindividuen führen und die Koexistenz erleichtern.

## Einleitung

Für die natürliche Waldentwicklung spielen im Bereich des Nationalparks Harz ebenso wie an anderen Waldstandorten Mitteleuropas Konkurrenzprozesse zwischen Bäumen eine entscheidende Rolle. Dabei sind in den unteren und mittleren Berglagen des Harzes vor allem Interaktionen zwischen der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) und einigen anderen Baumarten von besonderer Bedeutung, da diese Gebiete innerhalb des mitteleuropäischen Dominanzbereichs der Buche liegen. Die Vorherrschaft der Rotbuche in weiten Teilen Mitteleuropas vom Tiefland bis in die montane Stufe hinein ist einerseits durch die im Vergleich zu vielen anderen Baumarten sehr breite Amplitude von Standorten begründet, die von ihr besiedelt werden (ELLENBERG 1996, LEUSCHNER 1997, LEUSCHNER 1999a). Dass sie an nahezu allen diesen Standorten auch zur Dominanz gegenüber den anderen Baumarten gelangt, ist dagegen auf die große Konkurrenzkraft der Buche zurückzuführen (ELLENBERG 1996, LEUSCHNER 1998). In den vergangenen Jahren sind verstärkt Anstrengungen unternommen worden, um die Mecha-

nismen dieser ausgeprägten Konkurrenzüberlegenheit der Buche gegenüber anderen Baumarten aufzuklären. In unserem Beitrag soll dargelegt werden, (a) welche Mechanismen der oberirdischen Konkurrenzüberlegenheit der Rotbuche zugrunde liegen, (b) welche Rolle die Konkurrenz der Buche zu anderen Baumarten im Wurzelraum spielt und (c) welche Umstände eine längerfristige Koexistenz anderer Baumarten mit der Buche ermöglichen.

## Definitionen von Konkurrenz

Der Begriff „Konkurrenz“ wird in der pflanzenökologischen Literatur in unterschiedlicher Bedeutung gebraucht. BEGON et al. (1998) definieren in ihrem grundlegenden Lehrbuch Konkurrenz als eine Wechselbeziehung zwischen zwei (oder mehr) Individuen, bei der die Vitalität (bzw. die Fitness) beider Partner vermindert wird. Diese enge Definition von Konkurrenz, bei der beide Konkurrenten negativ beeinflusst werden, wird allerdings selten angewendet, da sie in dieser symmetrischen Form offenbar eher selten in der Natur angetroffen wird. Häufiger sind dagegen stark asymmetrische Interaktionen, bei denen einer der Konkurrenten in seiner Fitness beeinträchtigt wird, während der andere einen Konkurrenzvorteil erzielt. Diesem Bild eher entsprechend ist die Definition, wonach sich Konkurrenzüberlegenheit einer Art oder eines Individuums in der Verdrängung einer anderen Art bzw. eines

**Tabelle 1: Relativer Lichtgenuss (% der Freilandstrahlung) am Waldboden unter Kronen verschiedener mitteleuropäischer Baumarten. Angegeben sind Mittelwert sowie gemessene Minima und Maxima. Nach HAGEMIEIER 1997, verändert.**

Baumart	Relativer Lichtgenuss unterhalb der Baumkronen (%)
<i>Betula pendula</i>	22 (7-52)
<i>Pinus sylvestris</i>	10 (7-29)
<i>Quercus petraea</i>	9 (2-21)
<i>Fraxinus excelsior</i>	7 (2-16)
<i>Tilia cordata</i>	2 (1-4)
<i>Fagus sylvatica</i>	2 (2-5)

Individuums infolge höherer Produktivität und einer größeren Ressourcenausnutzung äußert (GRIME & HODGSON 1987, THOMPSON 1987). Diese Definition beschreibt nicht allein die Asymmetrie von Konkurrenzprozessen, sondern betont auch die Bedeutung der damit verbundenen Verringerung von für das Pflanzenwachstum wichtigen Ressourcen (z.B. Strahlung, Nährstoffe, Wasser). Abgesehen von mechanischen oder indirekten Konkurrenzwirkungen lassen sich aufgrund der Ressourcenkonkurrenz kompetitive Interaktionen zwischen Pflanzenindividuen auch getrennt nach den unterschiedlichen Pflanzenorganen analysieren, also beispielsweise Konkurrenzprozesse im Kronenraum gegenüber solchen im Wurzelsystem von Bäumen (LEUSCHNER 1999b).

**Mechanismen der oberirdischen Konkurrenzüberlegenheit der Rotbuche**  
Seit längerem ist bekannt, dass die Rotbuche insbesondere oberirdisch gegenüber anderen Baumarten sehr konkurrenzstark ist (ELLENBERG 1996, LEUSCHNER 1998). Dabei spielt vor allem die Fähigkeit der Buche eine große Rolle, mit dem Blattwerk der Krone effektiv die einfallende Sonnenstrahlung zu absorbieren und somit die Bodenbereiche unterhalb der Buchenkronen sehr stark zu beschat-

ten. In dieser Eigenschaft kommt ihr in Mitteleuropa allein die Linde (*Tilia cordata*) gleich: Unter dem Blätterdach dieser beiden Baumarten werden oft nur bis zu zwei oder noch weniger Prozent der von oben auf den Waldbestand einfallenden Sonnenstrahlung gemessen, während unter den meisten anderen Baumarten weit strahlungsreichere Bedingungen vorzufinden sind (z.B. 7 % relativer Lichtgenuss im Falle der Esche, Tab. 1). Dieser Befund belegt nicht nur die offenbar sehr effiziente Strahlungsausnutzung der Buche (und der Linde), sondern hat auch weitgehende Konsequenzen für die Verjüngung der Buche und ihrer Konkurrenten. Diesbezügliche Untersuchungen haben gezeigt, dass vitale Jungpflanzen der Buche unter dem gesamten Helligkeitsspektrum am Boden anderer Baumarten, wie z.B. der Traubeneiche, gedeihen können, während der Jungwuchs dieser anderen Baumarten am Boden unter den Buchenkronen aus Lichtmangel nicht existieren kann (HAGEMIEIER 1997). Allerdings muss berücksichtigt werden, dass diese Strahlungsabsorption durch das Blattwerk mit entsprechenden Kosten im Sinne der Kohlenstoff- und Nährstoffinvestition des Baumes in die Blätter verbunden ist. So benötigen Buche und Traubeneiche zur Absorption von 90 % der Sonnenstrahlung durch die Blätter 8 bzw. 15 Mol des assimilierten Kohlenstoffs je

Quadratmeter Bestandesfläche und diese Kosten steigen exponentiell hin zu Kronendächern mit noch stärkerer Schattenerzeugung (HAGEMIEIER 1997). Wie das Beispiel von Eiche und Buche zeigt, unterscheiden sich die Investitionskosten in schattenerzeugende Baumkronen deutlich zwischen verschiedenen Baumarten. Ein Vergleich dieser Ressourcenaufwendungen zwischen unterschiedlichen Baumarten von HAGEMIEIER (2002) zeigt, dass beispielsweise die jährlichen Kosten an Stickstoff zur Blattausbildung in einem Kubikmeter Kronenvolumen unter den untersuchten Baumarten am höchsten im Falle der Waldkiefer (*Pinus sylvestris*) mit  $0,55 \text{ mol N m}^{-3}$  ist, gefolgt von der Hainbuche (*Carpinus betulus*) mit  $0,42 \text{ mol N m}^{-3}$ , worauf die Arten *Betula pendula*, *Quercus petraea* und *Tilia cordata* mit je ca.  $0,28 \text{ mol N m}^{-3}$  folgen. Demgegenüber erwiesen sich die Stickstoffinvestitionen für das gleiche Kronenvolumen der Rotbuche von  $0,07 \text{ mol N m}^{-3}$  als weitaus geringer gegenüber denen der potentiellen Konkurrenten (Abb. 1). Es zeigt sich demnach aus diesen Ergebnissen, dass die Rotbuche nicht nur über wirksame Mechanismen einer effizienten Strahlungsabsorption im Blattwerk der Baumkronen verfügt, die zu einer Einschränkung der verfügbaren Strahlungsenergie für den Jungwuchs insbesondere anderer Baumarten am Waldboden führen, sondern dass dieser Mechanismus der starken Strahlungsabsorption darüber hinaus bei der Buche bei weitem kostengünstiger als bei anderen, potentiell konkurrierenden Baumarten ist.

#### Welche Rolle spielt die Konkurrenzstärke der Buche im Wurzelraum gegenüber anderen Baumarten?

Viel weniger als über die Mechanismen der oberirdischen Konkurrenz der Rotbuche ist über kompetitive Interaktionen der Buche gegenüber anderen Baumarten im Wurzelraum bekannt. Dies ist sicherlich in erster Linie durch die ungünstige Ausgangssituation der in der

Regel nur indirekt beobachtbaren Verhältnisse des Wurzelsystems im Boden bedingt. Dennoch liegen schon seit vielen Jahrzehnten detaillierte Untersuchungen zur Morphologie des Grobwurzelsystems verschiedener Baumarten vor. So ist bekannt, dass sich das Grobwurzelsystem (Wurzeln von 5-70 mm Durchmesser) der Buche durch eine mäßig oberflächennahe Ausdehnung (sog. „Herzwurzelsystem“) beispielsweise von den eher flachstreichenden Grobwurzeln der Kiefer oder dem tiefwurzelnden Grobwurzelsystem der Eiche unterscheidet (HILF 1927, KÖSTLER et al. 1968). Dagegen war lange Zeit über die Interaktionen im sog. „Feinwurzelsystem“ (Wurzeln < 2 mm Durchmesser) nur wenig bekannt. Dabei stellt das Feinwurzelsystem von der Biomasse her zwar einen eher unbedeutenden Teil des Baumes dar, ist durch seine Funktion der Wasser- und Nährstoffaufnahme sowie als Kohlenstoffsenke aber ein ökologisch gesehen äußerst bedeutendes Organ des Baumes (FITZER 1996, VOGT et al. 1996). Anders als bei den Grobwurzeln kann man im Falle des Feinwurzelsystems oft keine artspezifisch unterschiedliche Differenzierung der Feinwurzelmasse in unterschiedliche Bodentiefen feststellen. Es besteht vielmehr eine einheitliche Präferenz der Feinwurzeln für die oberflächennächsten Bodenhorizonte, was damit zusammenhängen dürfte, dass in diesen Bodenbereichen stets die höchste Freisetzung von Nährstoffen (wie z.B. des Stickstoffs) infolge von Mineralisationsprozessen stattfindet. Dementsprechend haben Untersuchungen in einem Buchen-Eichen-Mischbestand auf sehr nährstoffarmen Böden in der Lüneburger Heide gezeigt, dass dort tatsächlich eine deutliche vertikale Differenzierung des Grobwurzelsystems beider Baumarten zu erkennen ist, dass die Buchen- und Eichenfeinwurzeln jedoch unabhängig von ihrer Artzugehörigkeit ihre größte Dichte in der ca. 10 cm mächtigen organischen Auflage ausbilden, da dort ungleich günstigere Wachstumsbedingungen vorherrschen als im sehr sauren,

nährstoffarmen Mineralboden (BÜTTNER & LEUSCHNER 1994, HERTEL 1999, LEUSCHNER et al. 2001). Untersuchungen der Verteilung der Feinwurzelmasse im Zwischenstammbereich von Buche und Eiche in diesem Altbestand haben außerdem gezeigt, dass die Buchenfeinwurzeln selbst in der organischen Auflage in unmittelbarer Nähe der Eichenstämme massenmäßig dominieren (HERTEL & LEUSCHNER 1998, HERTEL 1999, LEUSCHNER et al. 2001). Dies kann damit erklärt werden, dass die Buchenfeinwurzeln die mächtigere organische Auflage in der Nähe von Eichenstämmen durch eine Zunahme der Dichte an Feinwurzeln stärker erschließen, als dies die Feinwurzeln der Eiche tun (HERTEL 1999). Im Gegenteil kommt es durch die Anwesenheit von Buchenfeinwurzeln offenbar zu einer Verdrängung von Eichenfeinwurzeln, wie der Vergleich von Beständen mit Buchendominanz und solchen gleicher Mischungsverhältnisse von Buche und Eiche oder deutlicher Eichendominanz zeigt: Bei gleicher Mischung von Buche und Eiche erreichen die Buchenfeinwurzeln dasselbe Dominanzverhältnis wie in buchendominierten Beständen. Dagegen können eichendominierte

Flächen durchaus ähnlich hohe Feinwurzelmasse aufweisen wie die beiden anderen Bestandstypen, in denen Buchenstämme in größerer Zahl präsent waren (Abb. 2). Tatsächlich lässt sich auch experimentell eine aktive Verdrängung der Eichenfeinwurzeln durch die anwesenden Buchenfeinwurzeln nachwei-

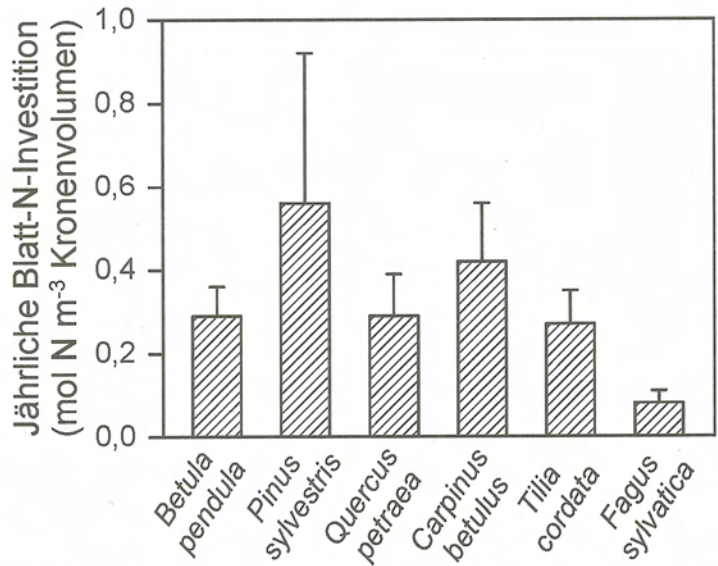


Abb. 1: Jährliche Kosten an Stickstoff zur Bildung von Blättern je Kubikmeter Kronenvolumen der Altbäume von sechs verschiedenen mitteleuropäischen Baumarten. Nach HAGEMER 1997, verändert.

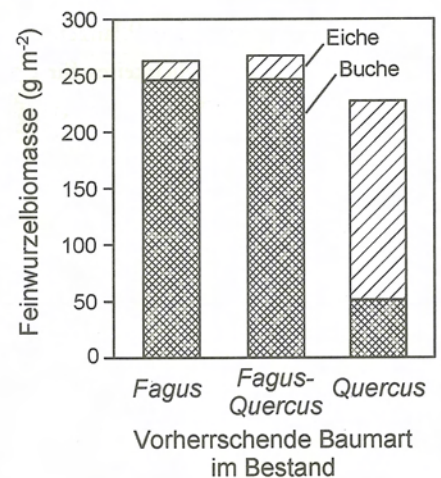


Abb. 2: Masse lebender Feinwurzeln von Buche und Traubeneiche je Quadratmeter Bestandesboden in Altbeständen mit Buchendominanz (links), Eichendominanz (rechts) und gleichmäßig gemischten Eichen-Buchenbeständen (Mitte) auf nährstoffarmen Sandböden der Lüneburger Heide. Nach HERTEL 1999, verändert.

sen, wie Versuche unter Zuhilfenahme von *in situ* Wurzelwachstumskammern gezeigt haben (HERTEL 1999, HERTEL & LEUSCHNER 2006). Die beschriebenen Untersuchungen machen deutlich, dass die Rotbuche offenbar nicht nur oberirdisch sehr konkurrenzstark ist, sondern dass das Feinwurzelsystem der Buche in seinem Wachstum sehr plastisch und zudem invasiv ist, was zur Verdrängung der Feinwurzeln anderer Baumarten, wie denen der Traubeneiche, führt.

#### Welche Umstände erlauben eine längerfristige Koexistenz verschiedener Baumarten?

Ein dauerhaftes Zusammenleben verschiedener Baumarten sollte dort möglich sein, wo die Konkurrenzmechanismen zwischen verschiedenen Individuen nicht zu einer Verdrängung eines (oder mehrerer) Nachbarindividuen führt. Dies ist dem sog. „Dynamicequilibrium model“ von HUSTON (1979, 1994) zu Folge unter mittlerem bis geringem Konkurrenzdruck zwischen den Individuen und/oder mäßiger bis geringer Störungsintensität am Standort gegeben. TILMAN (1994) betont in seinem „Habitat subdivision model“ dagegen die Bedeutung der Heterogenität von reichstrukturierten Standorten als entscheidenden Faktor für die Existenz artenreicher Pflanzenbestände, da es dort Möglichkeiten für

das Ausweichen vor direkter Konkurrenz durch die Nachbarn gibt.

In Mitteleuropa ist das natürliche Vorkommen von Mischwäldern aufgrund der oben geschilderten Konkurrenzmechanismen der Rotbuche eine Ausnahme. Eines der größten in Deutschland existierenden Mischwaldgebiete mit Buchenbeteiligung liegt im Nationalpark Hainich (Thüringen). Dort kommen, im Wesentlichen bedingt durch die frühere Mittelwaldwirtschaft, heute großflächig bis zu 14 verschiedene Baumarten nebeneinander vor. Unter ihnen nehmen Esche, Winterlinde, Hainbuche, Berg- und Spitzahorn, Rotbuche, Stieleiche und Bergulme die bedeutendsten Anteile an der gesamten Stammzahl ein. In diesen Mischbeständen sind in den vergangenen Jahren intensive Studien zu den oberirdischen Konkurrenzverhältnissen der unterschiedlichen Baumarten in Abhängigkeit von der jeweiligen Nachbarschaftssituation durchgeführt worden (FRECH et al. 2003, FRECH 2006). Die aufwendigen Vermessungen der Stamm- und Kronenarchitektur verschiedener Baumarten in Konkurrenz zu unterschiedlichen Nachbarn haben unter anderem gezeigt, dass es zwischen Individuen der selben Art zu einer Vermeidung großräumiger Überlappung in der Krone kommt, während zwischen Individuen unterschiedlicher Baumarten oft ein deutliches Eindringen der Krone der einen in diejenige der anderen Art zu beobachten ist (FRECH et al. 2003). Die artspezifischen Unterschiede in der oberirdischen Baumstruktur erlauben es den Baumarten jedoch in manchen Fällen, einer direkten mechanischen Interaktion durch den Nachbarn einer anderen Baumart auszuweichen. So liegt die maximale horizontale Ausdehnung der Baumkrone der Esche im Mittel in 23,5 m Höhe und damit ca. 5 Meter über derjenigen der Rotbuche (19,0 m) und der Winterlinde (18,5 m). Die mittlere Höhe der maximalen Kronenausdehnung der Hainbuche liegt sogar nur bei 10,5 m und damit noch weitere 8-9 Meter unter derjenigen

von Buche und Winterlinde (Abb. 3). Im Falle der Esche führt die höhere Position des größten Teils der Baumkrone (bei zugleich auch etwas größerer Gesamthöhe des Baumes) zu einer Vermeidung von direkter mechanischer Interaktion durch die koexistierenden Baumarten in der Nachbarschaft und gleiches dürfte auch für die tiefliegende Krone der Hainbuche gelten. Dagegen befinden sich große Teile der Baumkrone von Buche und Winterlinde in der gleichen Höhe, wo es in direkter Nachbarschaft der beiden Arten auch tatsächlich zu einer starken mechanischen Beeinträchtigung der Lindenkronen (z.B. in Form des Abbruchs von Spitzentrieben) durch eindringende Buchenäste kommt (FRECH 2006). Bei der Betrachtung der räumlichen Strukturierung des Kronenraums solcher Mischbestände muss allerdings auch die Beschattung infolge der Überschirmung durch höhergelegene Kronen anderer Baumarten mitberücksichtigt werden. So hat die hohe Position der Eschenkronen offenbar kaum einen negativen Effekt auf die niedriger gelegenen Kronen der benachbarten Baumarten, was insbesondere daran liegen sollte, dass die Strahlungsabsorption der Esche – wie oben gezeigt – deutlich geringer ist als die beispielsweise der Buche oder der Winterlinde. Dagegen hat die starke Strahlungsabsorption gerade dieser letztgenannten Baumarten einen deutlich negativen Einfluss auf benachbarte Hainbuchen mit ihren sehr niedrigen Baumkronen (FRECH 2006). Diese Ergebnisse lassen annehmen, dass dieser Mechanismus zur Vermeidung direkter mechanischer Kroneninteraktionen zumindest in bestimmten Fällen der Koexistenz der Arten förderlich ist.

Zu den wenigen Standorten, wo es in der potentiellen natürlichen Vegetation Mitteleuropas zu einer dauerhaften Mischung verschiedener Laubbaumarten mit der Rotbuche kommt, zählen bewaldete Blockschutthalden. Namentlich auf Basalt-Blockschutthalden stellen sich stabile Mischungen aus vor allem Sommer-

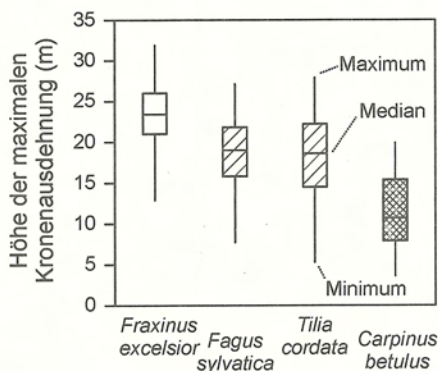


Abb. 3: Mittlere Höhe der maximalen horizontalen Ausdehnung der Baumkrone von Esche, Buche, Winterlinde und Hainbuche in Altbeständen des Nationalparks Hainich (Thüringen). Dargestellt sind Median und Quartilabstände inkl. Maximum und Minimum. Nach FRECH 2006, verändert.

bzw. Winterlinde, Berg- und Spitzahorn, Rotbuche, Esche und Bergulme ein. Einer dieser Mischbestände wurde in der Umgebung von Zierenberg in Nord-Hessen beispielhaft hinsichtlich der herrschenden Konkurrenzverhältnisse untersucht (HÖLSCHER et al. 2002, 2003). Der Mischwald stockt auf stark geneigtem Untergrund aus Basalt-Blockschutt. Die Artenzusammensetzung wird bezüglich der Stammzahl je Hektar angeführt von der Sommerlinde (46 %), gefolgt von der Buche (24 %) und der Esche (15 %) sowie Spitz- und Bergahorn (zusammen 13 %) und einigen Bergulmen. Trotz der auf die Individuenzahl bezogenen Unterlegenheit der Buche gegenüber der Linde, erreicht die Buche jedoch eine überdurchschnittliche Kronenraumbesetzung in diesem Bestand: Mit einem Blattflächenindex (LAI) von 2,5 m<sup>2</sup> Blattfläche je m<sup>2</sup> Bodenfläche nimmt sie einen größeren Anteil (42 %) am Blattflächenindex des gesamten Bestandes ein als die häufiger auftretende Linde (2,4 m<sup>2</sup> m<sup>-2</sup> = 40 %), was insbesondere auch auf die deutlich größere mittlere Kronenschirmfläche der Buche von 86 m<sup>2</sup> gegenüber 67 m<sup>2</sup> bei der Linde zurückzuführen ist (HÖLSCHER et al. 2002). Die anderen auftretenden Baumarten spielen bei diesem Vergleich eine nur untergeordnete Rolle. Warum gelangt die Buche trotz dieser Tendenz, oberirdisch überdurchschnittlich viel Kronenraum einzunehmen, nicht zur Dominanz in diesem Bestand? Ein Schlüssel zur Beantwortung dieser Frage scheint in der fehlenden Möglichkeit der Buche zur äquivalenten Ausprägung von hohen Feinwurzeldichten im Wurzelraum dieses Bestandes zu liegen. Der Boden dieses Standortes ist – wie bei vielen derartigen Basalt-Blockschutthalde – durch einen hohen Steingehalt (57 Vol%) gekennzeichnet. Viele Zwischenräume sind zudem von Luft erfüllt, so dass der Feinerdeanteil des Bodens lediglich 35 g L<sup>-1</sup> erreicht – ein sehr niedriger Wert verglichen beispielsweise mit einem wenige hundert Meter weit entfernt liegenden buchendominierten Waldbestand mit

185 g Feinerde je Liter Bodenvolumen. Dass dieser Mangel an vorhandenem Feinboden Auswirkungen auf die räumliche Ausprägung des Feinwurzelsystems der Bäume hat, zeigt sich in einer verglichen mit anderen Laubbaumbeständen weit unterdurchschnittlichen Feinwurzeldichte dieses Bestandes (ca. 0,6 g Feinwurzelbiomasse je Liter Bodenvolumen). Betrachtet man jedoch nur die zerstreut vorkommenden Bodenstellen, an denen sich eine nennenswerte Menge an Feinboden gebildet hat, so ist dort die Feinwurzeldichte enorm hoch (6,8 g L<sup>-1</sup>): Die Feinwurzeln konzentrieren sich offenbar an diesen Stellen, an denen eine adäquate Nährstoffversorgung gewährleistet ist. Da die horizontale Erstreckung des Feinwurzelsystems der einzelnen Baumindividuen beispielsweise von Buche und Linde hier jedoch ab einer Stammdistanz von ca. drei Metern deutlich abnimmt und ab 6 m Abstand die Feinwurzeldichte auf nahezu null absinkt, kommt es in diesem Bestand offenbar erst gar nicht zur Überlappung der Feinwurzelsysteme. Die Untersuchung einer größeren Zahl an Bodenproben zeigte tatsächlich, dass in mehr als 20 % der untersuchten Bodenproben überhaupt keine Baumfeinwurzeln enthalten waren und in mehr als 60 % Feinwurzeln allein einer einzigen Baumart vorkamen (Abb. 4). Nur in 17 % der untersuchten Bodenbereiche traten Feinwurzeln von zwei oder mehr Baumarten auf. Das bedeutet, dass auf nur 17 % der Bestandesgrundfläche dieses Mischbestandes potentiell Wurzelkonkurrenz zwischen den unterschiedlichen Baumarten möglich ist. In allen anderen Bereichen des Bestandes führt die stark heterogene Feinerdeverteilung dazu, dass sich die Feinwurzelsysteme der Baumarten nicht überlappen und insbesondere die Buche ihre oben beschriebene große Konkurrenzstärke im Wurzelraum gegenüber den anderen Arten offenbar nicht ausspielen kann. Es ist also anzunehmen, dass das weitgehende Fehlen von Wurzelkonkurrenz in diesem Bestand eine große Bedeutung für die dauerhafte Koexistenz der unterschiedlichen Baumarten hat.

## Literatur

BEGON, M.; HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.L. (1998): Ökologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.

BÜTTNER, V. & LEUSCHNER, Ch. (1994): Spatial and temporal patterns of fine root abundance in a mixed oak-beech forest. *For. Ecol. Manage.* 70, 11–21.

ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl. Ulmer Verlag, Stuttgart.

FITTER, A. (1996): Characteristics and functions of root systems. In: Waisel, Y., Eshel, A., Kafkafi, U. (eds.): *Plant Roots. The Hidden Half*. 2nd ed. pp. 1-20. Marcel Dekker, New York.

FRECH, A. (2006): Walddynamik in Mischwäldern des Nationalparks Hainich: Untersuchung der Mechanismen und Prognose der Waldentwicklung. Ber. Forschungszentrum Waldökosysteme Univ. Göttingen, Reihe A, Bd. 196. 120 S.

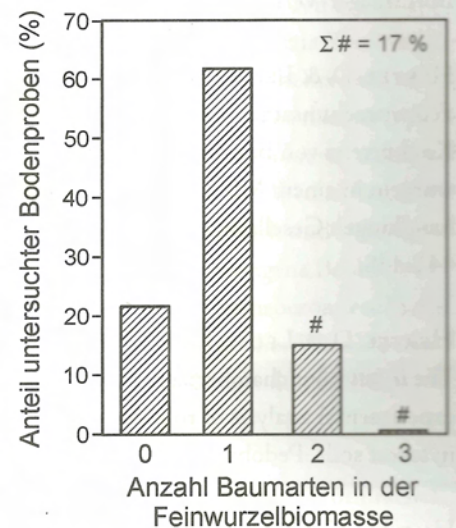


Abb. 4: Relative Häufigkeit von Bodenproben, in denen keine Baumfeinwurzeln bzw. Feinwurzeln von 1, 2 oder 3 Baumarten im Mischbestand „Schreckenbergr“ auf Basalt-Blockschutt bei Zierenberg (Nordhessen) gefunden wurden.

- FRECH, A.; LEUSCHNER, Ch.; HAGEMMEIER, M. & HÖLSCHER, D. (2003): Neighbor-dependent canopy dimensions of ash, hornbeam, and lime in a species-rich mixed forest (Hainich National Park, Thuringia) Forstwiss. Centralblatt 122, 22-35.
- GRIME, J.P. & HODGSON, J.G. (1987): Botanical contributions to contemporary ecological theory. New Phytol. 106, 283-295 Suppl.
- HAGEMMEIER, M. (1997): Kronenstruktur und Schattenwurf verschiedener Pionier- und Schlusswaldbaumarten. Diplomarbeit Universität Göttingen.
- HAGEMMEIER, M. (2002): Funktionale Kronenarchitektur mitteleuropäischer Baumarten am Beispiel von Hängebirke, Waldkiefer, Traubeneiche, Hainbuche, Winterlinde und Rotbuche. Dissertationes Botanicae 361. Cramer in der Gebr.-Borntraeger-Verl.-Buchh, Berlin. 154 S.
- HERTEL, D. (1999): Das Feinwurzelsystem von Rein- und Mischbeständen der Rotbuche: Struktur, Dynamik und interspezifische Konkurrenz. Dissertationes Botanicae 317. Cramer in der Gebr.-Borntraeger-Verl.-Buchh, Berlin. 216 S.
- HERTEL, D. & LEUSCHNER, Ch. (1998): Feinwurzelsystem und interspezifische Konkurrenz von Buchen- und Eichenwurzeln in einem Mischbestand. Verhandlungen Gesellschaft f. Ökologie 28, 441-448.
- HERTEL, D. & LEUSCHNER, Ch. (2006): The *in situ* root chamber: a novel tool for experimental analysis of root competition in forest soils. Pedobiologia 50, 217-224.
- HILF, H.-H. (1927): Studien zur Wurzel-Ausbreitung von Fichte, Buche und Kiefer, in geschlossenen älteren Beständen, insbesondere auf Sandböden. Diss. Forstl. Hochschule Eberswalde. Schaper Verlag, Hannover.
- HÖLSCHER, D.; HERTEL, D. & KOENIES, H. (2002): Soil nutrient supply and biomass production in a mixed forest on a skeleton-rich soil and an adjacent beech forest. J. Plant Nutr. Soil Sci. 165, 668-674.
- HÖLSCHER, D.; HERTEL, D.; LEUSCHNER, Ch. & HOTTKOWITZ, M. (2002): Tree species diversity and soil patchiness in a temperate broad-leaved forest with limited rooting space. Flora 197, 118-125.
- HUSTON, M. (1979): General hypothesis of species-diversity. Am. Nat. 113, 81-101.
- HUSTON, M. (1994): Biological diversity and agriculture - reply. Science 265, 458-459.
- KÖSTLER, J. N.; BRÜCKNER, E. & BIBELRIETHER, H. (1968): Die Wurzeln der Waldbäume. Parey Verlag, Hamburg.
- LEUSCHNER, Ch. (1997): Das Konzept der potentiellen natürlichen Vegetation (PNV): Schwachstellen und Entwicklungsperspektiven. Flora 192, 379-391.
- LEUSCHNER, Ch. (1998): Mechanismen der Konkurrenzüberlegenheit der Rotbuche. Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft 10, 5-18.
- LEUSCHNER, Ch. (1999a): Einige kritische Anmerkungen zur Konstruktion der potentiellen natürlichen Vegetation. Berichte der Norddeutschen Naturschutzakademie 2/99, 88-93.
- LEUSCHNER, Ch. (1999b): Konkurrenz zwischen Pflanzen - Definitionen, Forschungsansätze und Forschungsbedarf. Bielefelder Ökologische Beiträge 14, 1-17.
- LEUSCHNER, Ch.; HERTEL, D.; CONERS, H. & BÜTTNER, V. (2001): Root competition between beech and oak: a hypothesis. Oecologia 126, 276-284.
- THOMPSON, K. (1987): The resource ratio hypothesis and the meaning of competition. Funct. Ecol. 1, 297-303.
- TILMAN, D. (1994): Competition and biodiversity in spatially structured habitats. Ecology 75, 2-16.
- VOGT, K.A.; VOGT, D.J.; PALMIOTTO, P.A.; BOON, P.; O'HARA, J. & ASBJORNSEN, H. (1996): Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. Plant Soil 187, 159-219.

Anschrift der Autoren:

Dr. Dietrich Hertel  
 Prof. Dr. Christoph Leuschner  
 Georg-August-Universität Göttingen  
 Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften  
 Abt. Ökologie und Ökosystemforschung  
 Untere Karspüle 2  
 37073 Göttingen